SHOUT
SHARE
IT

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 155	19 S., 19 Abb.	Stuttgart, 20. 11. 1989

Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier

On the diet of a *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) from the south German Posidonia Shales (Lower Jurassic) with remarks on the stomach of ichthyosaurs

SMITHSONIAN
NOV 29 1990
LIBRARIES

Von Ronald Böttcher, Stuttgart

Mit 19 Abbildungen

Zusammenfassung

Es wird ein 8,7 m langes Skelett eines *Leptopterygius burgundiae* aus dem süddeutschen Posidonienschiefer von Holzmaden beschrieben, in dessen Leibeshöhle eine Verballung von Cephalopodenfanghäkchen und ca. 200 kleine Ichthyosaurierwirbel liegen. Die Wirbel werden als Reste von drei etwa 60 cm langen Jungtieren von *Stenopterygius* gedeutet. Die immense Zahl von Cephalopodenhäkchen im Mageninhalt weist auf belemnoide Cephalopoden als Hauptnahrung des *Leptopterygius* hin. Es können drei Formen von Häkchen unterschieden werden, deren systematische Zugehörigkeit diskutiert wird.

Vermutlich besaßen die Ichthyosaurier einen Muskelmagen, in dem die unverdaulichen Reste zurückgehalten und zu einem Klumpen komprimiert wurden, der möglicherweise später als Speiballen ausgeschieden wurde. Eine ganze Anzahl von *Stenopterygius*-Skeletten läßt erkennen, daß rechts neben dem Muskelmagen ein weiterer Magenteil gelegen hat. Die Lage dieses Magenteils macht sich am Fossil dadurch bemerkbar, daß dort bereits kurze Zeit nach der Bergung des Fundes weißliche und gelbliche Ausblühungen auftreten.

Summary

A skeleton of *Leptopterygius burgundiae* with the gastric mass and 200 small ichthyosaur vertebrae in its body-cavity is described from the Toarcian Posidonia Shales of southern Germany. The vertebrae are interpreted as bones of three preyed youngs of *Stenopterygius*. But the main diet of the ichthyosaur was composed of belemnoid cephalopods, as the gastric mass consists of a huge number of cephalopod hooklets. Three distinct types of hooklets are recognized.

It is supposed that the undigestible hooklets accumulated in a muskular stomach, where the first digestive breakdown took place and where the hooklets were compressed to a compact gastric mass. Examination of skeletons of *Stenopterygius* suggests that on the right of the muskular stomach another part of the stomach has lain. Its position is recognizable by whitish and yellowish efflorescences, which are restricted to this small area of the skeletons.

1. Einleitung

Der Posidonienschiefer der Gegend von Holzmaden (Baden-Württemberg) ist bekannt wegen seines Reichtums an Wirbeltierfossilien und deren oft ausgezeichneter Erhaltung. Unter den mehreren hundert Ichthyosaurierskeletten, die bisher von dort bekannt sind, befinden sich über 40 Exemplare mit kleinen Individuen von Ichthyosauriern in der Leibeshöhle. Bereits seit langer Zeit wird die Frage diskutiert, ob es sich hierbei ausschließlich um Embryonen oder zum Teil auch um gefressene Jungtiere handelt. Letzteres ist nach neueren Untersuchungen wohl auszuschließen (BÖTTCHER, im Druck).

Bei all diesen Skeletten handelt es sich um Arten der Gattung *Stenopterygius*, die über 90% der Ichthyosaurierfunde in Holzmaden darstellen (HAUFF 1921: 33). Nun fanden sich erstmals Wirbel junger Ichthyosaurier in der Leibeshöhle eines *Leptopterygius*, die aber im Gegensatz zu den *Stenopterygius*-Funden als Reste gefressener Tiere gedeutet wurden (WILD *in*: URLICHS et al. 1979: 3; JÄGER 1985: 10; MASSARE 1987: 127). Zwar vermutete bereits v. HUENE (1922: 69), daß die großen Leptopterygier auf die Jungen der wesentlich kleineren Stenopterygier Jagd gemacht hätten, und auch KELLER (1977) deutete ein eng zusammengerolltes Skelett eines *Stenopterygius* als Speiballen eines *Leptopterygius*, eindeutig nachweisen ließen sich diese Vermutungen bisher jedoch nicht. Es soll daher hier untersucht werden, ob es sich bei den kleinen Wirbeln in der Leibeshöhle des *Leptopterygius* wirklich um Reste erbeuteter Individuen oder um Embryonen handelt.

Dazu wurde zunächst versucht, anhand der zahlreichen Funde von *Stenopterygius* Kriterien für die Unterscheidung von Embryonen und verschlungenen Beutetieren zu ermitteln. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen werden in einer separaten Arbeit publiziert (BÖTTCHER, im Druck). Es ergaben sich außerdem neue Erkenntnisse über den Aufbau des Magens der Ichthyosaurier, die in vorliegender Arbeit mitgeteilt werden.

Auch wenn bisher angenommen wurde, daß *Stenopterygius* und *Leptopterygius* gelegentlich junge Ichthyosaurier gefressen haben, so bestand doch wegen der häufig im Mageninhalt zu findenden Fanghäkchen nie ein Zweifel daran, daß die Hauptnahrung der Ichthyosaurier aus Cephalopoden bestand (KELLER 1976). Bis zur Entdekkung vollständiger Belemnitentiere (REITNER & URLICHS 1983; RIEGRAF & HAUFF 1983) war als häkchentragender Cephalopode aus dem Posidonienschiefer nur *„Phragmoteuthis" conocauda* (QUENSTEDT) bekannt. Folglich wurde angenommen, daß die Mehrzahl der Fanghäkchen in Ichthyosauriermägen von *„Phragmoteuthis"* stammt (QUENSTEDT 1882–1885: 55; RIEGRAF & REITNER 1979: 300; RIEGRAF et al. 1984: 37). Da wir heute wissen, daß auch andere Cephalopoden des Posidonienschiefers Fanghäkchen besessen haben, besagen alle früheren Hinweise auf *„Phragmoteuthis"*-Häkchen nur, daß es sich um Häkchen von Cephalopoden handelt. Die genaue Zugehörigkeit muß daher in jedem Fall nochmals überprüft werden. Auch im Mageninhalt des *Leptopterygius* fand sich eine große Anzahl von Häkchen, deren Zugehörigkeit hier diskutiert wird.

Material

Dieser Arbeit liegt ausschließlich Material zugrunde, das in den Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart (abgekürzt SMNS) aufbewahrt wird. Alle angegebenen Inventarnummern beziehen sich daher auf dieses Museum.

Dank

Den Anstoß zu vorliegender Arbeit gab Herr Dr. R. WILD, der mich vor einigen Jahren auf das *Leptopterygius*-Skelett aufmerksam machte und dessen Bearbeitung anregte. Ihm verdanke ich auch die Möglichkeit, die überaus zahlreichen Ichthyosaurierfunde des SMNS in die Untersuchungen mit einzubeziehen. In gleicher Weise unterstützte mich auch Herr Dr. G. DIETL bei der Untersuchunge einiger Cephalopoden mit erhaltenen Fanghäkchen. Mit Herrn F. X. SCHMIDT diskutierte ich einige Fragen, die sich im Zusammenhang mit den Mageninhalten, speziell mit den Ausblühungen, ergaben. Weitere Hinweise ergab die kritische Durchsicht des Manuskripts durch den Schriftleiter, Herrn Dr. G. BLOOS.

Die fotografischen Arbeiten wurden in bewährter Weise von den Herren H. LUMPE und H.-E. HAEHL durchgeführt, die REM-Aufnahmen fertigte Frau S. FIECHTNER an.

Allen genannten Stuttgarter Kollegen und Mitarbeitern sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

2. Beschreibung

2.1. *Leptopterygius*-Skelett

Das Skelett wurde 1974 im heute verfüllten Steinbruch Kromer gefunden. Der Bruch lag direkt an der Straße von Ohmden nach Zell, das Schwanzende reichte bis unter die Straße. Der Fund stammt aus dem Schwarzjura ε II_{6c} (Schieferklotz, *elegans*-Subzone des Unteren Toarciums, RIEGRAF et al. 1984: Abb. 1) und ist heute in der Schausammlung des SMNS ausgestellt (Inv.-Nr. 50 000).

Das Skelett, das eine Länge von 8,7 m hat (gemessen entlang der Wirbelsäule), ist wie üblich von der Unterseite präpariert (Abb. 1). Da es größtenteils innerhalb einer Kalkknolle („Steinmutter") lag, sind die Knochen kaum verdrückt. Dadurch war es auch möglich, den mächtigen Schädel vollkommen aus dem Gestein herauszupräparieren. Das Tier ist in ventral-lateraler Lage eingebettet und liegt schräg auf der rechten Körperseite. Dadurch ist die rechte Vorderflosse gestaucht, und die Rippen der rechten Seite sind durch den Druck der massiven Wirbel bei der Setzung des Sediments zerbrochen. Die linke Vorderflosse und die rechte Hinterflosse sind vollständig erhalten, von der linken Hinterflosse blieben nur einige Flossenglieder. Die Wirbelsäule ist in ihrer gesamten Länge, größtenteils noch im Zusammenhang liegend, erhalten. Nur im Bereich des Beckens ist sie stärker disartikuliert, in geringerem Umfang auch vor dem Schwanzknick.

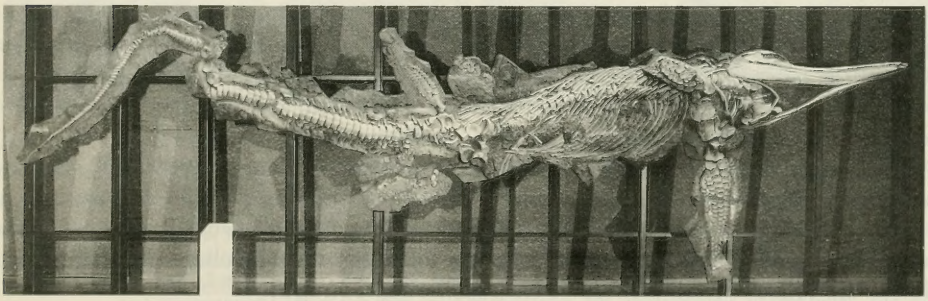

Abb. 1. *Leptopterygius burgundiae* (GAUDRY); vollständiges Skelett aus dem Schwarzjura εII_6 von Ohmden; Inv.-Nr. 50 000.

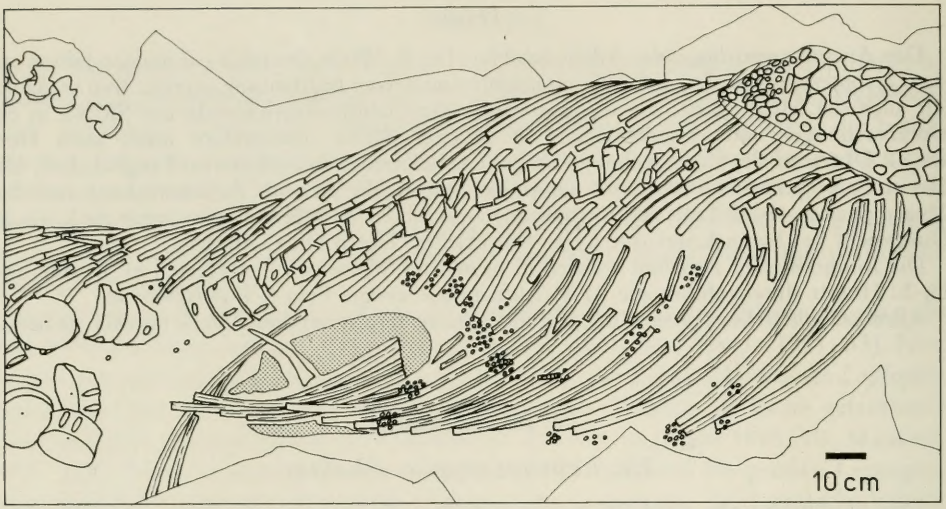

Abb. 2. *Leptopterygius burgundiae* (GAUDRY); Rumpfbereich des in Abb. 1 gezeigten Skeletts. Punktiert: Mageninhalt, bestehend aus Cephalopodenfanghäkchen. Kleine Kreise: Ichthyosaurierwirbel.

2.2. Mageninhalt

Cephalopodenfanghäkchen

In der hinteren Hälfte der Leibeshöhle ist als dicke, schwarze Schicht ein Teil des Mageninhalts erhalten (Abb. 2). Die Schicht ist zum Teil bei der Freilegung der Rippen abgetragen worden, das Gestein ist jedoch aufbewahrt worden und liegt noch vor. Die Form des Mageninhalts ist länglich-oval, die Länge beträgt ca. 50 cm, die Höhe ca. 30 cm, die Dicke kann etwa 2 cm erreichen.

Der schwarze Mageninhalt besteht ausschließlich aus den Fanghäkchen von Cephalopoden. Dies wird besonders am Rand des Mageninhalts deutlich, wo die Packung der Häkchen an einigen Stellen nicht so dicht ist und die verbliebenen Zwischenräume mit hellem Kalzit verfüllt sind (Abb. 4, oben). Durch die frühdiagenetische Kristallisation des Kalzits ist auch der zentrale Hohlraum der Häkchen erhalten geblieben, wodurch die Häkchen im Querbruch als schwarze Ovale zu erkennen sind (Abb. 3). Die Häkchen bestehen aus einer schwarzen, spröden Substanz, die in Essigsäure unlöslich ist. So war es möglich, die Häkchen aus dem Kalk herauszulösen. Die größeren Häkchen zerfallen jedoch meist beim Ätzen, da sich auch der Kalzit des inneren Hohlraums auflöst und die schwarze Substanz sehr rissig ist. Es wurden daher auch einige Häkchen mit der Nadel freipräpariert. Im Zentrum besteht der Mageninhalt aus einer schwarzen, muschelig springenden Masse dichtgepackter Häkchenfragmente, Matrix ist kaum vorhanden, vollständige Häkchen sind nur noch vereinzelt zu erkennen (Abb. 4, rechts unten).

Die Anzahl der Häkchen läßt sich kaum feststellen. POLLARD (1968: 379) schätzte bei einem Mageninhalt von ca. 30 cm^2 Oberfläche und einer Dicke von ca. 0,3 cm 478000 ± 53%. Da bei dem hier beschriebenen Mageninhalt Oberfläche und Dicke bedeutend größer sind und außerdem die Packung der Häkchen viel dichter ist, dürfte die Häkchenzahl sicherlich viele Millionen betragen.

Es lassen sich mehrere Typen von Häkchen unterscheiden (Terminologie nach KULICKI & SZANIAWSKI (1972) UND ENGESER & CLARKE (1988)):

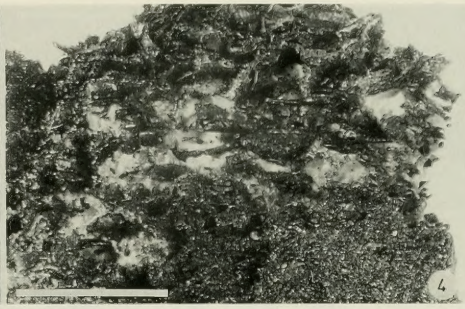

Abb. 3 u. 4. Ausschnittsvergrößerungen des Mageninhalts des in Abb. 1 gezeigten Skeletts.
3: Angeschnittene Cephalopodenfanghäkchen. M = 1 mm.
4: Angeätztes Stück des Mageninhalts. Unten rechts ist die dichteste Packung kleiner Bruchstücke von Häkchen aus dem zentralen Teil der Häkchenverballung zu sehen, darüber liegen in lockerer Packung vollständige Häkchen aus dem Randbereich der Verballung. M = 5 mm.

1. Form mit kurzem, etwas gekrümmtem Schaft und sehr langer, abgeschrägter Basis (Abb. 5). Der Uncinus ist um ca. 90° gekrümmt, Sporne wurden nicht beobachtet. Der Querschnitt ist etwas dicker als bei Form 2, eine basale Öffnung ist wahrscheinlich vorhanden. Die Länge beträgt ca. 2,5 mm. Häkchen dieses Typs wurden sehr selten gefunden.

2. Form mit langem, geraden, schlanken Schaft, kurzer, abgeschrägter Basis und um ca. 90° bis 110° gekrümmtem, kleinen Uncinus (Abb. 6–9). Während der Außenrand im Querschnitt gleichmäßig gerundet ist, ist der Innenrand abgeflacht (Abb. 8b, c). Diese ebene Fläche wird von zwei Kanten (longitudinal ridges) begrenzt, wobei auf einer dieser Kanten ein Sporn sitzen kann (Abb. 7, 9). Eine basale Öffnung ist vorhanden. Dadurch und durch die geringe Wanddicke von nur etwa 0,02 mm (Abb. 8c) ist die Basis der Häkchen sehr instabil, weshalb sie auch bei den freigeätzten Exemplaren nicht erhalten ist. Die Länge beträgt ca. 1 bis 4 mm.

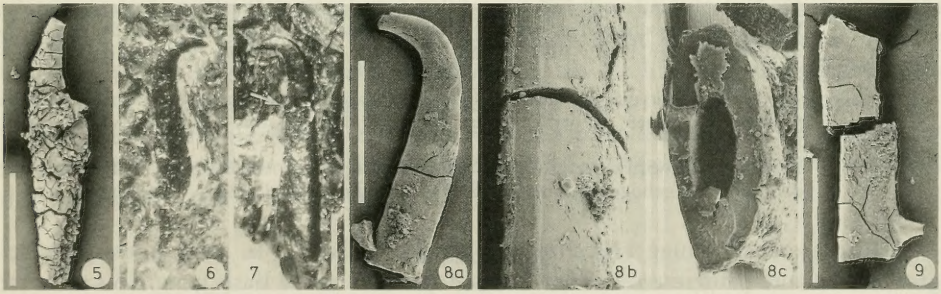

Abb. 5–9. Cephalopodenfanghäkchen der Formen 1 und 2 aus dem Mageninhalt des in Abb. 1 gezeigten Skeletts. Die in Abb. 5, 8 und 9 gezeigten Häkchen sind aus dem Gestein herausgeätzt, die übrigen liegen noch im Gestein.
5: Form 1, Uncinusspitze fehlt. M = 1 mm.
6: Form 2. M = 1 mm.
7: Form 2 mit kleinem Sporn (Pfeil), dasselbe Exemplar wie Abb. 17a. M = 1 mm.
8: Form 2 ohne Sporn, Basis und Spitze des Uncinus fehlen.
a: Gesamtansicht. M = 0,5 mm. b: Detailansicht des abgeflachten Innenrandes, der von zwei Längskanten begrenzt ist. Ohne Maßstab. c: Querschnitt. M = 0,1 mm.
9: Form 2 mit großem Sporn. Basis und Uncinus fehlen. M = 0,5 mm.

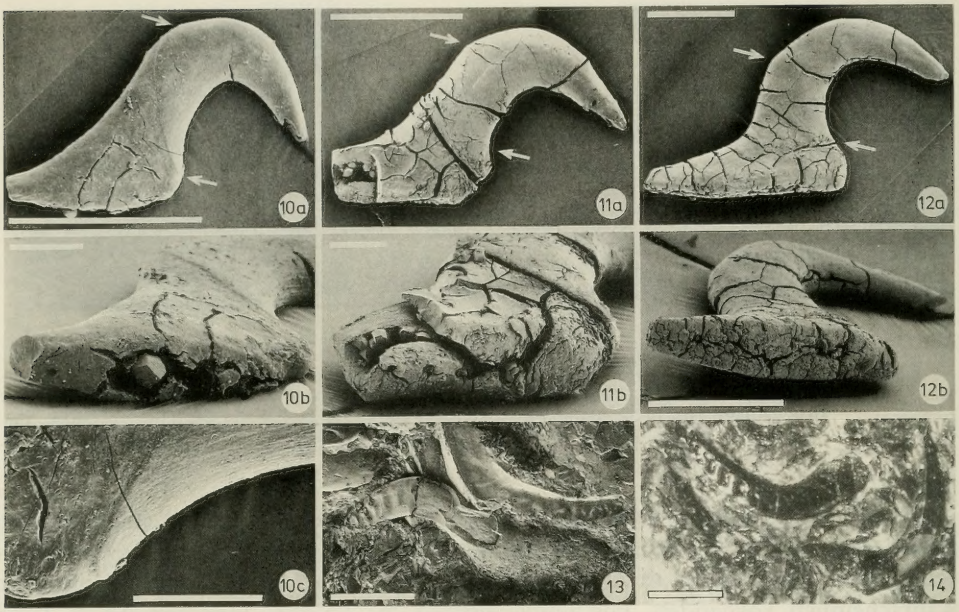

Abb. 10–14. Cephalopodenfanghäkchen der Form 3 aus dem Mageninhalt des in Abb. 1 gezeigten Skeletts. Die in Abb. 10–12 gezeigten Häkchen (kleinere Variante) sind aus dem Gestein herausgeätzt, die übrigen (größere Variante) liegen noch im Gestein. Zu beachten ist, wie mit zunehmender Größe der Häkchen die Krümmung des Uncinus abnimmt.
10: Sehr kleines Exemplar mit stark gekrümmtem Uncinus und deutlich ausgebildeter Ringnaht (zwischen den Pfeilen). Ein Höcker auf der Außenseite ist nicht ausgebildet. a: Gesamtansicht. M = 0,5 mm. b: Blick auf die Basis. Links ist eine Pore zu erkennen, in den übrigen Poren sind Quarzkristalle gewachsen. M = 0,1 mm. c: Detailansicht der Ringnaht. Rechts Schaft und Uncinus mit deutlich gestreifter Oberfläche, links Basis mit etwas unebener und stärker rissiger Oberfläche. M = 0,1mm.
11: Exemplar mit schwächer gebogenem Uncinus. a: Gesamtansicht. Ringnaht (zwischen den Pfeilen) nicht sehr deutlich ausgebildet. Sie läuft auf den schwach ausgebildeten Höcker auf der Außenseite des Uncinus zu (oberer Pfeil). M = 0,5 mm. b: Blick auf die Basis mit deutlich erkennbaren Poren. M = 0,1 mm.
12: Exemplar mit noch schwächer gebogenem Uncinus. Die Ringnaht (zwischen den Pfeilen) ist nur schwach zu erkennen, der Höcker auf der Außenseite ist dagegen recht deutlich (oberer Pfeil). M = 0,5 mm. b: Blick auf die Basis mit mehreren Poren. M = 0,5 mm.
13: Größere Variante mit grubiger Oberfläche des Uncinus. Spitze des Uncinus noch im Gestein verborgen, Oberfläche im Bereich des Schaftes größtenteils abgeplatzt. M = 1 mm.
14: Zwei Exemplare der größeren Variante mit grubiger Oberfläche und Längskiel auf dem schwach gebogenen Uncinus. Beiden Häkchen fehlt die Basis. M = 1 mm.

3. Kurze sichelförmige Häkchen mit langer Basis, die in zwei unterschiedlich großen Varianten auftreten. Bei den kleinen Formen ist die Basis gerade bis schwach konvex (Abb. 10a, 11a, 12a, 18c–e), bei den größeren ist sie unterhalb des Schaftes eingebuchtet (Abb. 18b). Der sehr kurze Schaft steht meist mehr oder weniger senkrecht auf einem Ende der Basis, die Krümmung beginnt direkt oder kurz über der Basis. Die kleinen Exemplare sind gleichmäßig bis zu 180° gekrümmt (Abb. 10a, 11a, 12a, 18d–e), die größeren um ca. 90° bis 110°, wobei die lange Spitze des Uncinus gerade oder nur schwach gekrümmt ist (Abb. 13, 14, 18b–c). Während die Häkchen über der Basis und im Bereich der stärksten Krümmung einen ovalen Querschnitt haben, hat die nur noch schwach gekrümmte Spitze des Uncinus der

größeren Häkchen zunächst auf einer Seite, weiter vorn dann auf beiden Seiten einen Längskiel, wodurch sich der Querschnitt in gerundet dreieckig und an der äußersten Spitze schließlich in viereckig ändert (Abb. 14). Außerdem ist die Oberfläche der Häkchen im Bereich der Kiele mit großen Gruben versehen (Abb. 13, 14). Die Außenseite der kleinen Häkchen kann im Übergangsbereich Schaft/Uncinus einen schwachen Höcker tragen (Abb. 11a, 12a). Von diesem verläuft diagonal über den Schaft zur Ecke Schaft/Basis die ringförmige Naht (orbicular scar) (Abb. 10a–c, 11a, 12a). Diese Linie bildet die Grenze zwischen der glatten, fein längsgestreiften Oberfläche des Uncinus und der etwas rauheren Oberfläche der Basis (Abb. 10a, c). Letzterer Teil ist auch stets etwas stärker rissig als der Uncinus. Das gesamte Häkchen ist hohl, die Dicke der Außenwand beträgt ca. 0,06 bis 0,07 mm (Abb. 11a). Eine große basale Öffnung ist nicht vorhanden. Es besteht jedoch eine Verbindung zum zentralen Hohlraum des Häkchens durch einige Poren, die in der Basisfläche liegen (Abb. 10b, 11b, 12b).

Die kleinen Häkchen sind 0,8 bis 2,0 mm lang, wobei die Länge der Basis immer mehr als die Hälfte der Gesamtlänge beträgt. Die größere Form wird 4,0 mm lang, wobei die Basislänge stets weniger als die Hälfte der Gesamtlänge beträgt.

4. Sehr selten fanden sich kleine Bruchstücke großer Onychiten mit gerunzelter Oberfläche.

Wirbel

Randlich direkt an der Häkchenverballung und in der übrigen Leibeshöhle des Ichthyosauriers verteilt liegt eine größere Anzahl amphizöler Wirbel, wobei nur wenige kurze Teilstücke der Wirbelsäule noch annähernd im Zusammenhang liegen (Abb. 2, 15). Ein großer Teil der Wirbel ist von einer dünnen, schwarzen Schicht umgeben, die teilweise gelblich ausblüht. Diese schwarze Schicht war sicherlich großflächiger vorhanden, sie ist aber bei der Präparation wegen ihrer sehr geringen Dicke entfernt worden. Es lassen sich etwa 200 Wirbel zählen, deren Durchmesser bis zu 10 mm betragen. Durch die bei der Präparation verlorengegangenen und die noch im Gestein verborgenen Wirbel dürfte die Gesamtzahl noch höher liegen.

Von den übrigen Knochen der kleinen Skelette sind nur wenige längliche Knochen, wahrscheinlich der Kiefer, zu erkennen. Wegen des harten Gesteins war die Präparation recht schwierig, so daß Feinheiten nicht herausgearbeitet werden konnten. Es ist daher auch nicht zu beurteilen, ob die übrigen, überwiegend sehr zierlichen Knochen der kleinen Skelette noch vorhanden waren oder nicht.

Wirbel und Häkchenverballung liegen auf den Rippen der linken Seite und werden teilweise von Rippen der rechten Seite überdeckt. Sie liegen also eindeutig innerhalb der Leibeshöhle des *Leptoterygius*.

3. Diskussion

3.1. Biostratinomie des *Leptopterygius*-Skeletts

Nach dem Tod des Tieres sank der Kadaver mit der Ventralseite voran zum Meeresboden. Obwohl die großen Flossen seitlich vom Tier abgestreckt den Körper stützten, neigte er sich etwas auf die rechte Seite. Dadurch liegt die rechte Vorderflosse tiefer im Sediment, ist unter den Körper geschoben und außerdem gestaucht. Die große Schwanzflosse stand zunächst schräg aufrecht und fiel dann später ebenfalls auf die rechte Seite. Dabei lösten sich einige Wirbel kurz vor dem Schwanzknick aus ihrem Verband.

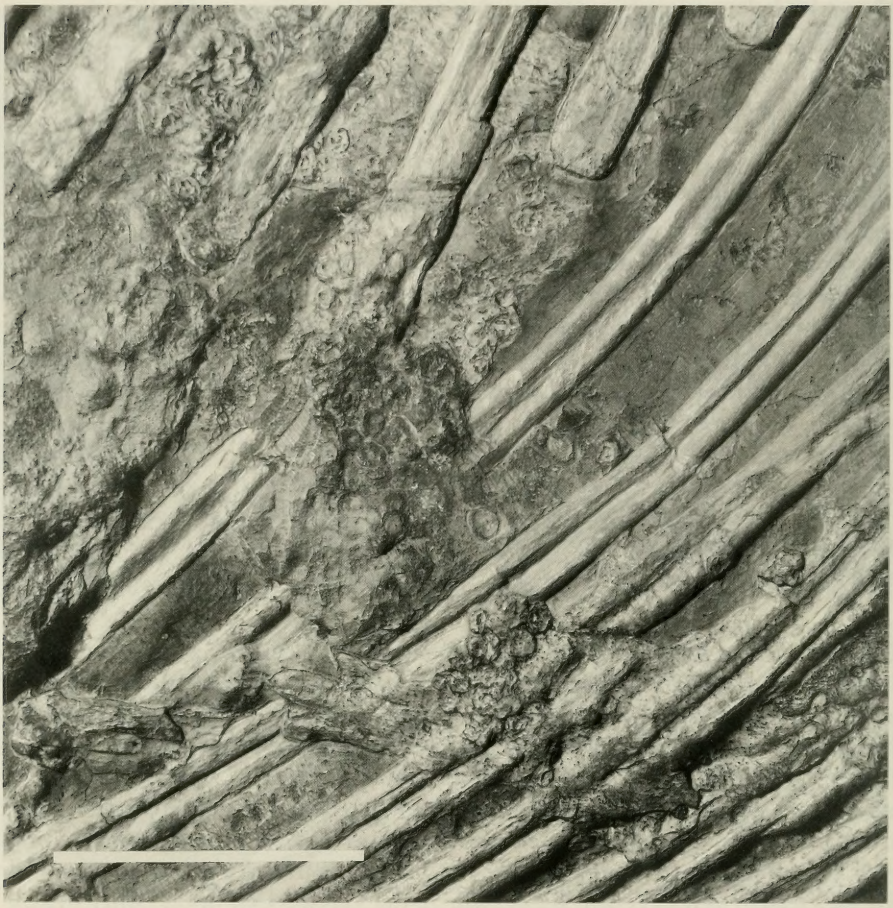

Abb. 15. Ausschnitt aus dem Rumpfbereich des in Abb. 1 gezeigten Skeletts mit zahlreichen kleinen Wirbeln. Am linken Bildrand ist das vordere Ende der Häkchenverballung zu erkennen. M = 10 cm.

Die Zersetzung der Eingeweide begann wahrscheinlich im Magen-Darm-Trakt. Durch die dabei freiwerdenden Fäulnisgase wurde die Leibeshöhle aufgebläht und riß schließlich kurz vor dem Becken auf der Dorsalseite links von der Wirbelsäule auf. Dabei wurden einige Wirbelaufsätze nach rechts geschleudert, die zugehörigen Zentra aus ihrem Verband gerissen und die linke Beckenhälfte samt Flosse ebenfalls fortgeschleudert. Es muß also eine recht kräftige Eruption gewesen sein. Dabei wurden auch die zum Teil schon zerfallenen Eingeweide mit zur Austrittsöffnung der Gase gerissen. Dies wird deutlich durch die caudad verlagerte Häkchenverballung (Abb. 2), die normalerweise in der vorderen Hälfte der Leibeshöhle liegt (Abb. 16, 17). Auch die kleinen Wirbel wurden dabei in der Leibeshöhle verstreut (Abb. 2). Nach der Druckentlastung und der fortgeschrittenen Auflösung der Weichteile brach schließlich durch das Gewicht der schweren, oben liegenden Wirbelsäule die Leibeshöhle ein. Dabei und bei der späteren Setzung des Sediments zerbrachen die Rippen der rechten Seite in viele Stücke, die der linken Seite brachen einmal in der Mitte durch. Durch die bald darauf beginnende Konkretionsbildung wurde die Situation dann endgültig konserviert.

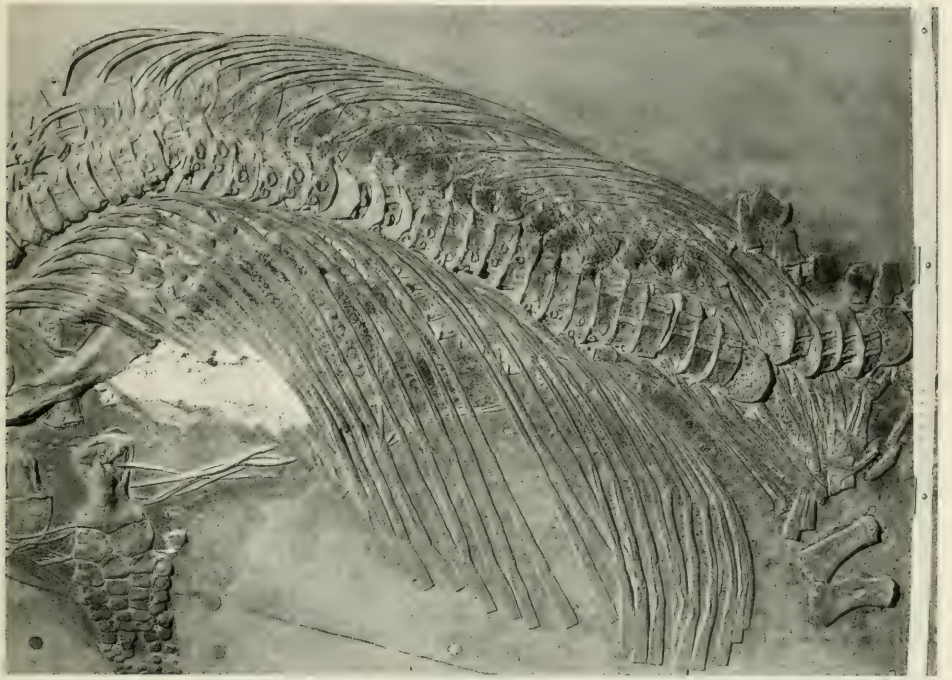

Abb. 16. *Stenopterygius* sp.; Teil eines Skeletts aus dem Schwarzjura εII_3 von Holzmaden, Inv.-Nr. 54 816; vor 1984 Sammlung ZELLER, Eislingen (v. HUENE 1922: 56). Das Skelett, das lange in einer Garage stand, zeigt einen sehr stark ausblühenden Mageninhalt, der die überlagernden Rippen zum Teil abgesprengt hat. Schräg darüber liegt schwarzer, nicht ausblühender Mageninhalt. Zwischen diesem und der Wirbelsäule liegen einige Wirbel eines Embryos, weiter caudad sind einige kleine Flossenelemente zu erkennen.

3.2. Über den Magen der Ichthyosaurier

Die ehemalige Lage des Magens der Ichthyosaurier ist bei gut erhaltenen Skeletten häufig am fossil erhaltenen Mageninhalt erkennbar. Unter Mageninhalt wird im allgemeinen eine mehr oder weniger dichte Ansammlung von Cephalopodenfanghäkchen, seltener auch von Fischschuppen verstanden (POLLARD 1968; KELLER 1976). Wie Beobachtungen an zahlreichen Skeletten zeigen, liegt neben diesem oft scharf begrenzten Mageninhalt häufig eine schwarze Substanz im Gestein, die gelblich oder weißlich ausblüht oder Rostflecken zeigt und dabei in vielen Fällen die überlagernden Rippen absprengt (Ab. 16; ADORF 1983: Abb. 102). Dieser Zerfall läßt sich auch bei klimatisch optimaler Lagerung der Skelette kaum verhindern. Auffällig ist, daß sich der in allen Schichten des Posidonienschiefers vorhandene feinkörnige Pyrit (EINSELE & MOSEBACH 1955) in denselben Platten nicht zersetzt. Auch die dünne schwarze Schicht, die die Skelette mit „Hauterhaltung" umgibt, blüht nie aus. Diese schwarze Substanz, die vielfach nur in einzelnen Skelettbereichen erhalten ist, besteht aus Abbauprodukten der Haut, der Muskulatur und von Fettgewebe (HELLER 1966). Offensichtlich liegt das FeS_2 im Bereich der Ausblühung in einer instabileren Modifikation als im gesamten übrigen Posidonienschiefer vor (als Markasit oder Gel). Auch mikrokristalliner Pyrit ist sehr anfällig für den Zerfall, der bei ungünstigen Bedingungen schon nach wenigen Tagen beginnen kann (HOWIE 1979).

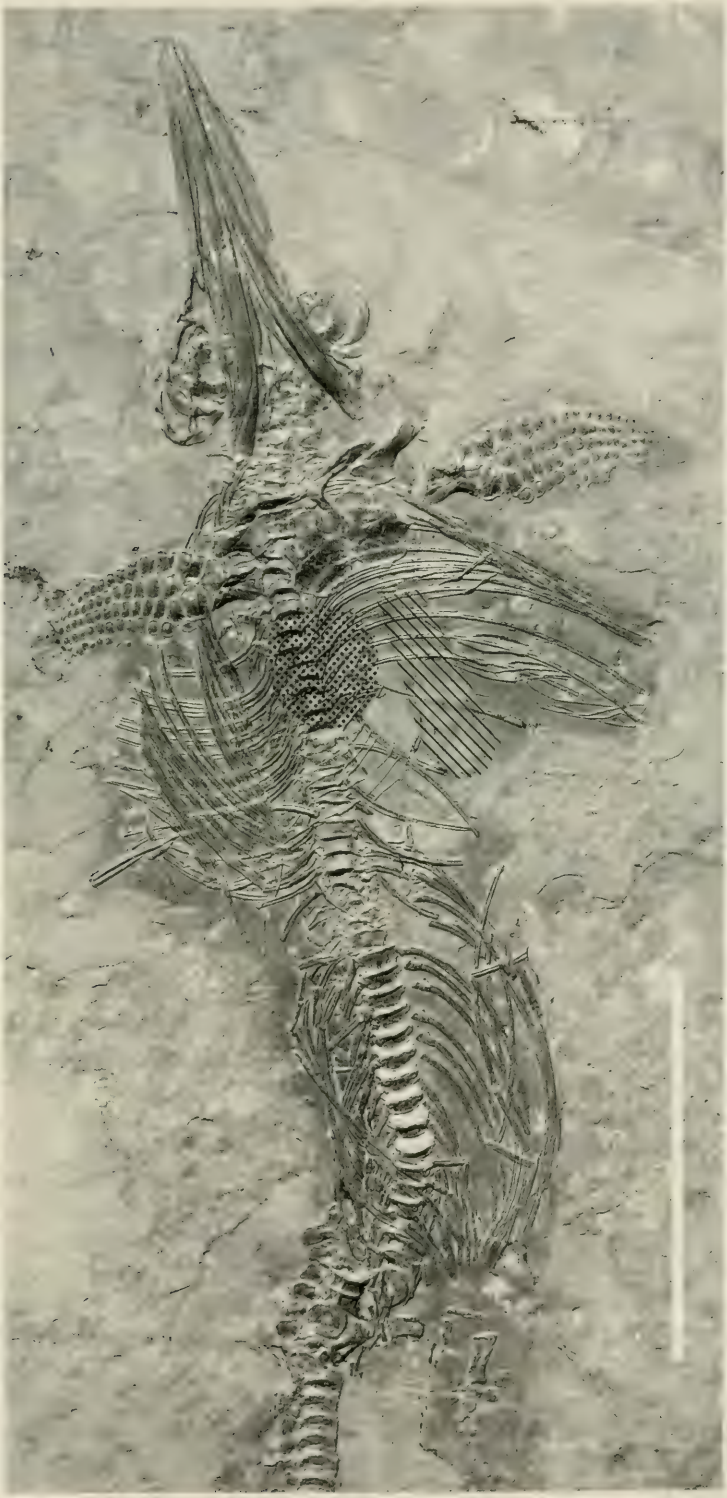

Abb. 17. *Stenopterygius* sp.; Teil eines Skeletts aus dem Schwarzjura εII_4 von Holzmaden, Inv.-Nr. 50 165. Das Skelett ist in dorsoventraler Lage eingebettet und von der Ventralseite her präpariert. Schraffierte Fläche: Mageninhalt, bestehend aus Cephalopodenfanghäkchen (Mikro- und Mega-Onychiten). In der hinteren Hälfte mehrere Millimeter dicke Verballung, nach vorn zu ausdünnend. Punktierte Fläche: gelblich ausblühender Mageninhalt. M = 50 cm.

Die eng begrenzte Schadstelle liegt fast immer im vorderen Drittel der Leibeshöhle, häufig ventrocraniad neben der Häkchenverballung (Abb. 16, 17). Das in Abb. 16 gezeigte Skelett läßt außerdem erkennen, daß das ausblühende Material im Gestein unter dem nicht ausblühenden liegt, das heißt, daß es im Körper rechts liegt. Das wird noch deutlicher bei dorsoventral eingebetteten Skeletten, wie bei dem in Abb. 17 gezeigten, bei dem beide Bereiche erhalten sind. Dieser Befund – Ausblühungen in der rechten Körperhälfte, nichtausblühende Verballung in der linken Körperhälfte – wird durch weitere Skelette in gleicher Einbettungslage bestätigt. So ist bei einem (Inv.-Nr. 51 824) der vordere Teil der rechten Körperhälfte von ausblühendem Material erfüllt, bei einem anderen (Inv.-Nr. 50 166) liegen im vorderen Teil der linken Körperhälfte zahlreiche isolierte Fischschuppen, wahrscheinlich von *Pholidophorus*.

Wegen seiner Lage im vorderen Drittel der Leibeshöhle neben der Häkchenverballung wird der ausblühende Bereich ebenfalls als Mageninhalt gedeutet. Da jedoch Häkchenverballung und ausblühender Bereich mineralogisch offensichtlich unterschiedlich zusammengesetzt sind, können sie nicht aus demselben Magenbereich stammen. Als Ursache für die Ausbildung einer instabileren Modifikation des FeS_2 kann man sich ein gegenüber der Umgebung verändertes chemisches Milieu vorstellen. Dies war vor allem im Magen gegeben, wo zur Zersetzung der Nahrung und zur Aktivierung des eiweißspaltenden Ferments Pepsin Salzsäure abgesondert wird. Die entsprechenden Drüsen waren anscheinend nur im heute ausblühenden Magenbereich ausgebildet, nicht jedoch in dem Bereich, in dem sich die Häkchenverballung gebildet hat, da diese nie ausblüht.

Der Magen war also anscheinend deutlich gegliedert in einen links im Körper liegenden distalen, länglichen Teil, in dem die Häkchen oder andere unverdauliche Bestandteile der Nahrung zurückgehalten wurden, und einen proximalen, rechts daneben liegenden, rundlichen Teil, in dem die Nahrung offensichtlich weiter aufbereitet wurde. In dieser Region haben wahrscheinlich die Salzsäure und Pepsin sezernierenden Drüsen (Hauptdrüsen) gelegen, da es später nur hier zu Ausblühungen kommt. Die Verbindung zwischen beiden Magenteilen lag wahrscheinlich nicht am caudalen Ende der Häkchenverballung, da diese gleichmäßig gerundet ist (Abb. 17), sondern weiter craniad. Diese Anordnung ist vergleichbar mit der bei Krokodilen, die einen Muskelmagen ähnlich dem der Vögel besitzen, mit einem in halber Höhe rechts daneben liegenden Pylorusteil (Slijper 1946: Ab. 11). Allerdings liegen hier die Hauptdrüsen im Muskelmagen, was bei den Ichthyosauriern offensichtlich nicht der Fall war.

Noch größere Ähnlichkeit besteht mit dem dreikammrigen Magen der Wale (Slijper 1946: Abb. 77–84). Dieser innerhalb der carnivoren Säuger einzig dastehende Magentyp ist durch einen großen Vormagen gekennzeichnet, der ein stark verhorntes Epithel besitzt und die Funktion eines Kaumagens hat (Pernkopf 1937: 539). Der Hauptmagen mit den Hauptdrüsen liegt deutlich abgesetzt rechts daneben, gefolgt von einem Pylorusteil. Der als Blindsack endende Vormagen wird als Verlängerung des Oesophagus betrachtet.

Zwar ist von rezenten Reptilien eine derartige Magenform nicht bekannt, aber bei der großen Vielfalt der ausgestorbenen mesozoischen Reptilien ist nicht auszuschließen, daß derartige Formen existierten. Daß die Voraussetzungen dazu durchaus bestanden, zeigen die Krokodile, die einen innerhalb der rezenten Reptilien einzig dastehenden Muskelmagen entwickelt haben (Wettstein 1954: 344), und

einige Schildkröten, die einen mit stark verhorntem Epithel ausgekleideten Oesophagus besitzen (PERNKOPF & LEHNER 1937: 406), aus dem durch seitliche Ausstülpung ein Vormagen entstehen könnte.

Neben den von POLLARD (1968: 386) und KELLER (1976) diskutierten Ursachen für die Entstehung der Häkchenverballung (Schwere-Ansammlung, Netzbildung oder Unmöglichkeit des Transports innerhalb eines sehr flüssigen Nahrungsbreis) ergibt sich nun durch die neue Deutung des Magenaufbaus eine weitere Möglichkeit. Bei Zahnwalen wird die Nahrung, die beim Pottwal bekanntlich wie bei Ichthyosauriern überwiegend aus Cephalopoden besteht, im Vormagen zerkleinert und aufgelöst. Der Nahrungsbrei wird dann ausgepreßt und in den Hauptmagen weitergeleitet, unverdauliche Bestandteile, wie Knochen und die chitinigen Kiefer der Cephalopoden, die sich zu Tausenden ansammeln können (CLARKE 1977: 92), werden ausgewürgt (BUDDENBROCK 1956: 318; POLLARD 1968: 386).

Ähnlich könnte sich die Verdauung auch im Magen der Ichthyosaurier abgespielt haben, worauf die hier beschriebene Häkchenverballung hinweist (Abb. 4). Das wiederholte, intensive Zusammenpressen durch die Magenwände hat im Laufe der Zeit die Packung der Häkchen im Zentrum der Verballung sehr stark verdichtet. Die außen anlagernden, locker gepackten, meist gut erhaltenen Häkchen waren dieser starken Beanspruchung noch nicht so lange ausgesetzt gewesen. Erst die innige Verbackung der Häkchen hat deren geschlossene Verlagerung innerhalb der Leibeshöhle ermöglicht.

Ausgewürgte Häkchenverballungen sind im Posidonienschiefer bisher noch nicht gefunden worden. Möglicherweise sind sie auch nur nicht als solche erkannt worden. Es existiert jedoch ein eng zusammengerolltes Skelett eines etwa 1,5 m langen *Stenopterygius* (Inv.-Nr. 15 194), das als Speiballen eines *Leptopterygius* gedeutet worden ist (KELLER 1977). Allerdings können die Weichteile dieses Tieres noch nicht verdaut gewesen sein, da das Skelett größtenteils noch im Zusammenhang liegt.

3.3. Mageninhalt des *Leptopterygius*

Wie oben beschrieben, besteht der Mageninhalt des *Leptopterygius* aus zwei deutlich voneinander getrennten Komplexen: Den äußerst dicht beieinanderliegenden Häkchen von Cephalopoden und den über weite Teile der Leibeshöhle verstreuten Wirbeln.

Cephalopodenhäkchen

Eine Zuordnung der einzelnen Häkchenformen zu bestimmten Cephalopodenarten ist beim gegenwärtigen Kenntnisstand nur in beschränktem Maße möglich. Häkchen der Formen 1 und 2 sind sowohl von Belemnitida als auch von Belemnoteuthida bekannt (ENGESER & CLARKE 1988). Häkchen mit Sporn sollen nur bei „echten Belemniten" vorkommen (RIEGRAF & HAUFF 1983: 471), wurden aber auch schon in der Oberen Trias gefunden (KOZUR 1972: 772). Soweit erkennbar, ist Form 2 die häufigste Form in den Mägen von *Stenopterygius*, wobei aber Häkchen mit Sporn bisher nicht gefunden worden sind. Allerdings werden die Häkchen bei der Präparation der Skelette auch immer nur angeschabt, so daß in den meisten Fällen zur genauen Untersuchung eine Nachpräparation erforderlich wäre.

Die Bruchstücke mit runzeliger Oberfläche (Form 4) könnten von dem Mega-Onychiten *Onychites runcinatus* QUENSTEDT stammen, der ebenfalls gelegentlich in

den Mägen von *Stenopterygius* zu finden ist (RIEGRAF et al. 1984: 165; eigene Beobachtungen an mehreren Skeletten des SMNS). Auch Mega-Onychiten sollen nur bei Belemnitida vorkommen. Dies ist allerdings bisher nur von *Onychites uncus* QUENSTEDT nachgewiesen, der zu dem Rostrum *Passaloteuthis paxillosa* (SCHLOTHEIM) aus dem Posidonienschiefer gehört (ENGESER 1987b: 11). *Onychites uncus* ist in Ichthyosauriermägen bisher nicht gefunden worden. Das zugehörige Rostrum von *Onychites runcinatus* ist noch unbekannt. Nach der stratigraphischen Reichweite dieses Onychiten käme *Acrocoelites raui* (WERNER) in Betracht (RIEGRAF et al. 1984: 165, stratigraphische Reichweite von *O. runcinatus* dort irrtümlicherweise falsch angegeben, s. HAUFF 1921: Taf. 7). Im Mageninhalt eines *Hybodus* aus εII_8 (Inv.-Nr. 10 062) liegen zwar zwischen den Rostren von *Acrocoelites* auch Mikro- und Mega-Onychiten, deren Erhaltung ist jedoch so schlecht, daß sie eine Bestimmung nicht zulassen.

Trotz der außergewöhnlich großen Zahl von Skelettfunden von Ichthyosauriern ist bisher noch kein Fund mit Belemnitenrostren im Mageninhalt bekannt geworden. Bei dem von WILLISTON (1914: 123) und WOODFORD (1965: 374) erwähnten Ichthyosaurier mit Rostren im Magen liegt eine Verwechslung mit dem bereits erwähnten *Hybodus*-Skelett vor (POLLARD 1968: 380). Auf dieses Zitat könnte sich auch ein Hinweis von ABEL (1935: 305) beziehen. Was FRAAS (1891: 34) mit „Überresten von Belemniten" gemeint hat, ist unbekannt. Gleichgültig, ob die Ichthyosaurier die Rostren nach Verdauung der Weichteile wieder ausgespien hätten oder die kalkigen Körper mit Hilfe der Magensäure aufgelöst worden wären (POLLARD 1968: 387), in jedem Fall hätten zumindest einige Skelette mit Rostren im Magen gefunden werden müssen. WIESENAUER (1976) vermutete daher, daß die Ichthyosaurier den Belemniten die Rostren abgebissen haben, bevor die Weichteile verschlungen wurden. Dies wäre jedoch für den großen *Leptopterygius* eine sehr mühselige Art des Nahrungserwerbs gewesen. Außerdem sind die spitzen, im Querschnitt runden Zähne der Ichthyosaurier nicht zum Zerteilen von Beutetieren geeignet. Schon gar nicht sind sie geeignet, massiv verkalkte Körper zu zerbeißen. Wie RIEGRAF (*in*: KELLER 1977) zeigte, liegt die Bißstelle an Belemnitenrostren meist in Höhe der Embryonalkammer oder sogar noch weiter distad, also im massivsten Teil. Es bestehen also nach wie vor Zweifel an dieser Ernährungsweise der Ichthyosaurier (POLLARD 1968: 386; KELLER 1977: 126). Zur Klärung dieser Frage muß man wohl Funde vollständiger Cephalopoden mit *Onychites runcinatus* abwarten und sehen, ob diese Tiere kalzifizierte Rostren besessen haben. Auch die genaue Zuordnung der Häkchen der Formen 1 und 2 läßt sich bisher nicht eindeutig klären. Notwendig wären hierfür noch mehr gute Beschreibungen und Abbildungen der Häkchen vollständiger Cephalopodenfunde.

Bei den sichelförmigen Häkchen (Form 3) scheint die Situation etwas klarer zu sein, da sie deutlich von den anderen Formen abweichen und nur bei wenigen Arten vorzukommen scheinen (Abb. 18b–e). Sie stimmen nahezu vollkommen mit isoliert gefundenen Häkchen aus dem Braunjura α (Opalinus-Ton) überein (Abb. 18f–h; ENGESER 1987a: Abb. 1E–H). Diese haben wiederum Ähnlichkeit mit Häkchen von *Chondroteuthis wunnenbergi* BODE aus dem Posidonienschiefer (ENGESER 1987a: Abb. 1A–D), die wie die Häkchen aus dem Mageninhalt des *Leptopterygius* auf der Außenseite gelegentlich einen Höcker tragen. Diese Höcker sind bedeutend schwächer ausgebildet als die Sporne der Innenseite (Abb. 9), sind aber wie jene anscheinend an die Ringnaht gebunden. Sie sind jedoch kein typisches Merkmal dieser

Abb. 18. Cephalopodenfanghäkchen.
a–e: Häkchen aus dem Mageninhalt des in Abb. 1 gezeigten Skeletts. a: Form 2 (dasselbe Exemplar wie Abb. 7). b–c: Form 3, große Variante. d–e: Form 3, kleine Variante. f–h: Isolierte Häkchen aus dem Opalinus-Ton (Aalenium) von Bodelshausen (umgezeichnet nach ENGESER 1987: Abb. 1E–G). i–m: Häkchen von den Fangarmen eines Cephalopoden aus dem Sinemurium von Osteno in Norditalien (umgezeichnet nach PINNA 1972: Abb. 1).

Formen, denn sie kommen auch bei anderen vor (KULICKI & SZANIAWSKI 1972: 395). Ein brauchbares Kennzeichen dieses Häkchentyps könnte dagegen die bis auf einige Poren geschlossene Basis sein. Dies scheint auch für die von ENGESER (1987a: Abb. 1) abgebildeten Häkchen von *Chondroteuthis* und die aus dem Opalinus-Ton zuzutreffen.

Weitere Kennzeichen sind neben der typischen Gestalt der Häkchen auch deren große Variabilität je nach Position auf dem Fangarm (ENGESER 1987a: 12). In beiden Punkten besteht auch Übereinstimmung mit dem Fund eines Cephalopoden aus dem Sinemurium von Norditalien (Abb. 18i–m; PINNA 1972). Dieser Cephalopode, von dem außer den Fangarmen nicht viel erhalten ist, gehört aufgrund der Häkchenformen eher in die Verwandtschaft von *Chondroteuthis wunnenbergi* (sensu ENGESER 1987a) als zu *Phragmoteuthis* (sensu RIEGRAF 1982: 91). Bei diesem Fund wird deutlich, daß bei demselben Individuum sogar Häkchen vom Belemnitentyp, allerdings ohne Sporn, vorkommen (Abb. 18i). Es könnten also auch Häkchen der Formen 1, 2 und 3 von nur einer Cephalopodenart stammen. Dafür spricht auch das gemeinsame Vorkommen der Formen 2 und 3 im Magen eines Fisches aus dem Schwarzjura εII_5 (Unterer Stein, *Saurostomus esocinus* AGASSIS, Inv.-Nr. 56 344). Auffallend große Ähnlichkeit besteht auch mit den Häkchen von *Jeletzkya douglassae* JOHNSON & RICHARDSON aus dem Oberkarbon von Illinois (DONOVAN 1977: Abb. 5).

Aus den Mägen anderer Ichthyosaurier des Posidonienschiefers sind derartige Häkchen bisher unbekannt. Nur in dem von POLLARD (1968) beschriebenen Mageninhalt eines Ichthyosauriers aus dem Unteren Lias von Lyme Regis kommen Häkchen vor, die der Form 3 ähnlich sind.

Die nach RIEGRAF et al. (1984: 37) in Ichthyosauriermägen häufig zu findenden Häkchen von „*Phragmoteuthis*“ *conocauda* (QUENSTEDT) fehlen im hier beschrie-

benen Mageninhalt ebenso wie in den meisten anderen Skeletten des SMNS. Lediglich in einem Skelett aus εI_2 (Tafelfleins, Inv.-Nr. 51 554) und im Mageninhalt eines *Saurostomus esocinus* aus εII_3 (Schieferfleins, Inv.-Nr. 12 576) wurden derartige Häkchen gefunden. Vollständige Funde dieser Cephalopoden kennt man bisher nur aus εI_2 und II_1 (Riegraf et al. 1984: 37). Die Häkchen unterscheiden sich von der Form 2 durch einen größeren Krümmungsradius und einen geringeren Krümmungswinkel des Uncinus und eine senkrecht zum Schaft stehende, etwas verdickte Basis. Im englischen Lias ist dies die häufigste Form. Dort stammt sie vermutlich von dem Cephalopoden „*Phragmoteuthis*" *montefiorei* (Buckman) (Pollard 1968).

Wirbel

Folgende Punkte sprechen für eine Deutung der kleinen Wirbel als Reste von gefressenen Tieren:

– Die einzelnen Skelettelemente liegen größtenteils isoliert und sind über die gesamte Leibeshöhle verteilt, während das große Skelett in seiner Lagerung kaum gestört ist. Wie Funde von *Stenopterygius* zeigen, sind Embryonen zum Zeitpunkt des Aufreißens der Leibeshöhle des Muttertieres im allgemeinen noch nicht zerfallen, sondern sie werden als mehr oder weniger vollständige Tiere verlagert (Böttcher, im Druck). Da ihre Körper noch keine Keime enthalten, die die Zersetzung beschleunigen könnten, sind sie im Uterus relativ gut vor der vom Verdauungstrakt des Muttertieres ausgehenden Zersetzung der Eingeweide geschützt. Anders verhalten sich im Magen liegende verschlungene Tiere. Wenn deren Weichteile nicht bereits zum Zeitpunkt des Todes des großen Tieres aufgelöst waren, ist dies sicherlich recht bald durch die beginnende Fäulnis in ihrem eigenen Verdauungstrakt und dem des großen Tieres geschehen. Es gibt andererseits auch Funde von Embryonen, deren Skelette stark disartikuliert sind. Die Ursache hierfür ist die dorso-laterale Einbettung des Muttertieres. Das hatte zur Folge, daß nach Aufreißen der Leibeshöhle diese nach oben geöffnet war und die in der Leibeshöhle verbliebenen kleinen Skelette von Sediment unbedeckt zerfallen konnten. Als Beispiele sei auf das Berliner Exemplar mit 11 Embryonen (Branca 1908: Taf. 1, Fig. 3) und auf ein Stuttgarter Skelett mit 10? zerfallenen Embryonen (Inv.-Nr. 50 007) verwiesen (Ziegler 1975: Abb. 3). Der *Leptopterygius* liegt jedoch in ventro-lateraler Lage. Dadurch ist die Leibeshöhle durch die schwere, oben liegende Wirbelsäule nach der Entgasung sehr bald in sich zusammengefallen und hat dadurch die noch in der Leibeshöhle befindlichen Reste fixiert. Die kleinen Skelette müssen also schon zerfallen gewesen sein, als sie durch das Entweichen der Fäulnisgase in der Leibeshöhle verlagert wurden. Dies konnte nur im Magen geschehen sein.

– Die Wirbel sind vielfach von einer schwarzen Schicht umgeben, die stellenweise gelbliche Ausblühungen zeigt. Solche Ausblühungen sind von keinem der zahlreichen Embryonenfunde von *Stenopterygius* bekannt. Wie im Kapitel über den Magen der Ichthyosaurier dargelegt wurde, kommt eine derartige Substanz nur im proximalen Magenbereich vor, so daß dies ein Hinweis auf die Herkunft der Wirbel sein kann.

Es ist auffällig, daß die Wirbel nicht gemeinsam mit den Cephalopodenhäkchen verlagert worden sind, sondern über weite Teile der Leibeshöhle verstreut liegen (Abb. 2). Dies hat zwei Ursachen. Zum einen ist die Zahl der Häkchen so groß, daß sie sich über einen längeren Zeitraum im Magen akkumuliert haben müssen. Wäh-

rend dieser Zeit wurden sie durch die Tätigkeit des Muskelmagens zu einer kompakten Masse zusammengepreßt, die nur als Ganzes verlagert werden konnte. Dabei wurden auch die auf der Oberfläche der Verballung liegenden Häkchen mitgerissen, da sie untereinander und mit der Verballung verhakt waren. Die Wirbel befanden sich dagegen vermutlich noch nicht allzulange im Magen, denn sie hätten entweder in die Verballung mit eingebaut werden müssen (dies geschah nur mit sehr wenigen an der Oberfläche der Verballung), oder sie wären von der Magensäure aufgelöst worden. Zum anderen ging die Zersetzung der Eingeweide vom Verdauungstrakt aus, so daß die Magenwände nach dem Tod des Tieres recht bald zerstört waren. Es wurde also nicht der gesamte Magen, sondern nur sein Inhalt verlagert. Dabei kann es auch zu einer Vermischung der Inhalte der beiden Magenbereiche gekommen sein, so daß die Wirbel nicht primär in dem jetzt ausblühenden Mageninhalt gelegen haben müssen.

Die Erhaltung der kleinen Wirbel ist nicht sehr gut. Trotzdem ist die Identifizierung als Ichthyosaurierwirbel sicher, da von den Wirbeltieren des Posidonienschiefers nur Ichthyosaurier vergleichbare amphizöle Wirbel besitzen. Die Jungen folgender Gattungen kommen als Beute in Betracht: *Stenopterygius* mit mehreren Arten (Länge bis 4 m); *Leptopterygius* mit drei Arten (*burgundiae,* Länge über 7 m; *disinteger,* bisher nur ein Fund, Länge 4,33 m; *integer,* unsichere Art mit sehr wenigen Funden); *Eurhinosaurus* mit einer Art (Länge bis etwa 7 m) (McGowan 1979). Von diesen Formen ist allein *Stenopterygius* häufig, und nur von dieser Gattung sind Skelette aller Altersstufen einschließlich winziger Embryonen gefunden worden. Deshalb sind die Geburtsgrößen dieser Arten recht genau bekannt. Sie betragen etwa 50 bis 80 cm (Böttcher, im Druck). Im Größenbereich solcher Jungtiere liegen nun die Wirbel in dem hier beschriebenen Mageninhalt.

Die Geburtsgrößen der anderen Arten sind dagegen bisher unbekannt, da entsprechende Funde noch fehlen. Das einzige Skelett, das als Jungtier von *Leptopterygius* gedeutet worden ist (v. Huene 1966, Inv.-Nr. 53 000), hat sich als Fälschung erwiesen (Wild 1976). Da man davon ausgehen kann, daß eine gewisse Korrelation zwischen der Größe des Muttertieres und der des Jungtieres bestanden hat, müssen

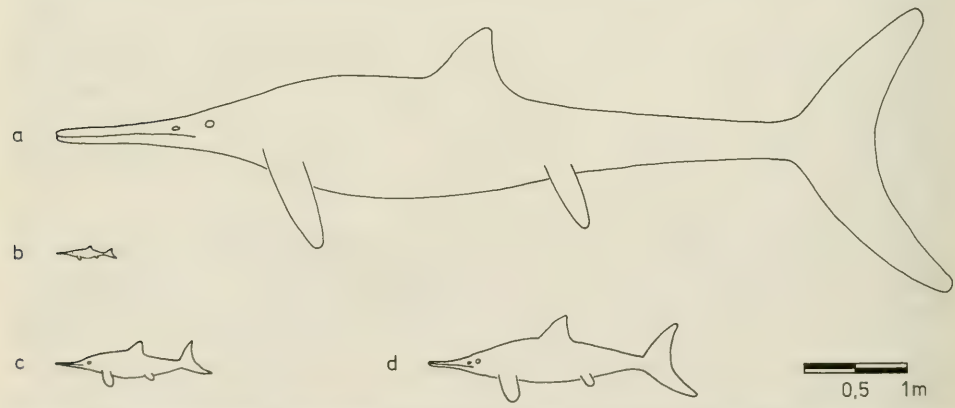

Abb. 19. a: Rekonstruktion des Körperumrisses des in Abb. 1 gezeigten *Leptopterygius burgundiae*.
b: Größe der von dem *Leptopterygius* gefressenen *Stenopterygius*-Jungtiere.
c: Größe des *Stenopterygius*-Jungtiers in dem von Keller (1977) beschriebenen Speiballen (Inv.-Nr. 15 194).
d: *Stenopterygius* sp.; adultes Tier.

die Jungen – und damit auch deren Wirbel – von *Leptopterygius burgundiae* und *Eurhinosaurus* größer gewesen sein als die von *Stenopterygius*. Die Jungen der kleineren *Leptopterygius*-Arten *L. integer* und *L. disinteger* kämen zwar von der Größe her als Beutetier wahrscheinlich in Frage, beide Arten sind aber so selten, daß ihr Hauptlebensbereich in anderen Gegenden als in Süddeutschland gelegen haben muß. Es ist daher äußerst unwahrscheinlich, daß ihre Jungen die Beute des großen *Leptopterygius* gewesen sind. Als mögliche Beutetiere kommen somit nur die Jungen von *Stenopterygius* in Betracht.

Die Anzahl von über 200 kleinen Wirbeln deutet auf mindestens drei Individuen hin. Die Gesamtzahl der Wirbel eines Skeletts beträgt bei *Stenopterygius* zwar bis zu 180, davon entfallen aber mehr als die Hälfte auf die sehr kleinen Wirbel der Schwanzflosse (McGowan 1979). So hat der 70. Wirbel eines 50 cm langen Jungtieres (Inv.-Nr. 12 821) noch einen Durchmesser von 5,5 mm, der 80. bereits nur noch von 2,6 mm.

Eine Gegenüberstellung von Beute und Räuber läßt erkennen, daß es für den großen *Leptopterygius* gewiß keine Schwierigkeit dargestellt hat, mit seinem sehr kräftigen Gebiß junge Stenopterygier zu ergreifen und zu verschlingen (Abb. 19). Wie Funde von einzelnen Skeletteilen von *Leptopterygius* zeigen, existierten auch noch bedeutend größere Exemplare (Wild *in*: Urlichs et al. 1979: 3). Es ist daher durchaus möglich, daß auch der von Keller (1977) beschriebene kugelig zusammengerollte *Stenopterygius* von einem *Leptopterygius* überwältigt worden war (Abb. 19c).

4. Literatur

Abel, O. (1935): Vorzeitliche Lebensspuren. 644 S., 530 Abb.; Jena (G. Fischer).

Adorf, N. (1983): Restaurieren von Fossilien. – Museumsmag., **1**: 77–82, Abb. 100–105; Stuttgart.

Böttcher, R. (im Druck): Neue Erkenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie der Ichthyosaurier (Reptilia). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B; Stuttgart.

Branca, W. (1908): Sind alle im Innern von Ichthyosauren liegenden Jungen ausnahmslos Embryonen? – Abh. k. preuss. Akad. Wiss., phys.-math. Cl., **1907**: 34 S., 2 Abb., 1 Taf.; Berlin.

Buddenbrock, W. v. (1956): Vergleichende Physiologie. **3.** Ernährung, Wasserhaushalt und Mineralhaushalt der Tiere. 677 S., 205 Abb., 241 Tab.; Basel & Stuttgart (Birkhäuser).

Clarke, M. R. (1977): Beaks, nets and numbers. – Symposia zool. Soc. London, **38**: 89–126, 20 Abb., 1 Tab.; London.

Donovan, D. T. (1977): Evolution of the dibranchiate Cephalopoda. – Symposia zool. Soc. London, **38**: 15–48, 15 Abb.; London.

Einsele, G. & Mosebach, R. (1955): Zur Petrographie, Fossilerhaltung und Entstehung der Gesteine des Posidonienschiefers im Schwäbischen Jura. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **101**: 319–430, 15 Abb., Taf. 36–40, 2 Beil.; Stuttgart.

Engeser, T. (1987): Belemnoid arm hooks (‚onychites') from the Swabian Jurassic – a review. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **176**: 5–14, 1 Abb.; Stuttgart. – [1987a]

– (1987): Neubearbeitung der von F. A. Quenstedt (1856–57) aus dem schwäbischen Jura beschriebenen Belemniten-Großhaken (Mega-Onychiten). – Berliner geowiss. Abh., A, **86**: 3–21, 2 Abb., 2 Taf.; Berlin. – [1987b]

Engeser, T. & Clarke, M. R. (1988): Cephalopod hooks, both recent and fossil. – Mollusca, **12**: 133–151, 8 Abb.; San Diego.

Fraas, E. (1891): Die Ichthyosaurier der süddeutschen Trias- und Jura-Ablagerungen. 81 S., 14 Taf.; Tübingen (Laupp).

HAUFF, B. (1921): Untersuchungen der Fossilfundstätte von Holzmaden im Posidonienschiefer des Oberen Lias Württembergs. – Palaeontogr., **64**: 1–42, 2 Abb., 21 Taf.; Stuttgart.

– (1953): Das Holzmadenbuch. 56 S., 6 Abb., 80 Taf., 1 Beil.; Öhringen (Rau).

HELLER, W. (1966): Untersuchungen zur sogenannten Hauterhaltung bei Ichthyosauriern aus dem Lias epsilon Holzmadens (Schwaben). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh.: **1966**: 304–317, 1 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

HOWIE, F. M. P. (1979): Museum climatology and the conservation of palaeontological material. – Spec. Pap. Palaeont., **22**: 103–125, 9 Abb., 2 Tab.; London.

HUENE, F. v. (1922): Die Ichthyosaurier und ihre Zusammenhänge. 144 S., 22 Taf.; Berlin (Bornträger).

– (1966): Ein sehr junger und ungewöhnlicher Ichthyosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **124**: 53–55, 1 Abb., Taf. 7; Stuttgart.

JÄGER, M. (1985): Saurier und Seelilien. 36 S., 63 Abb., 3 Beil.; Konstanz (Seekreis-Verlag).

KELLER, T. (1976): Magen- und Darminhalte von Ichthyosauriern des süddeutschen Posidonienschiefers. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1976**: 266–283, 11 Abb.; Stuttgart.

– (1977): Fraßreste im süddeutschen Posidonienschiefer. – Jh. Ges. Naturk. Württemberg, **132**: 117–134, 6 Abb.; Stuttgart.

KOZUR, H. (1972): Die Bedeutung der triassischen Scolecodonten insbesondere für die Taxonomie und Phylogenie der fossilen Eunidica. – Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. Österreich, **21**: 745–776, 9 Abb., 2 Tab.; Innsbruck.

KULICKI, C. & SZANIAWSKI, H. (1972): Cephalopod arm hooks from the Jurassic of Poland. – Acta Palaeont. Polonica, **17**: 379–419, 9 Abb., Taf. 14–20; Warszawa.

MASSARE, J. A. (1987): Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. – J. vertebrate Paleont., **7**: 121–137, 16 Abb., 3 Tab.; Lawrence/Kansas.

MCGOWAN, C. (1979): A revision of the Lower Jurassic ichthyosaurs of Germany with descriptions of two new species. – Palaeontogr., A, **166**: 93–135, 11 Abb., 3 Tab., 5 Taf.; Stuttgart.

OSBORN, H. F. (1905): Ichthyosaurs. The evolution of fitness in ichthyosaurs (Fossil wonders of the West). – Century Mag., **99**: 414–422, 6 Abb.; New York & London.

PERNKOPF, E. (1937): Die Vergleichung der verschiedenen Formtypen des Vorderdarms der Cranioten. – *In*: BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E. & LUBOSCH, W. (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, **3**: 477–562, 12 Taf.; Berlin & Wien (Urban & Schwarzenberg).

PERNKOPF, E. & LEHNER, J. (1937): Vergleichende Beschreibungen des Vorderdarms bei den einzelnen Klassen der Cranioten. – *In*: BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E. & LUBOSCH, W. (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, **3**: 349–476, 140 Abb.; Berlin & Wien (Urban & Schwarzenberg).

PINNA, G. (1972): Rinvenimento di un raro cephalopode coleoideo nel giacimento sinemuriano di Osteno in Lombardia. – Atti. Soc. Italiana Sci. Nat. Mus. Civ. St. Natl. Milano, **113**: 141–149, 1 Abb., 1 Taf.; Milano.

POLLARD, J. E. (1968): The gastric contents of an ichthyosaur from the Lower Lias of Lyme Regis, Dorset. – Palaeontology, **11**: 376–388, 2 Abb., 1 Tab., Taf. 72–73; London.

QUENSTEDT, F. A. (1882–1885): Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl. 1239 S., 443 Abb., Atlas mit 100 Taf.; Tübingen (Laupp).

REITNER, J. & URLICHS, M. (1983): Echte Weichteilbelemniten aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) Südwestdeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **165**: 450–465, 6 Abb.; Stuttgart.

RIEGRAF, W. (1982): New Coleoidea from the Lower Jurassic of Southwest Germany. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1982**: 91–97, 2 Abb.; Stuttgart.

RIEGRAF, W. & HAUFF, R. (1983): Belemnitenfunde mit Weichkörper, Fangarmen und Gladius aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) und Unteraalenium (Opalinuston) Südwestdeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **165**: 466–483, 5 Abb.; Stuttgart.

RIEGRAF, W. & REITNER, J. (1979): Die „Weichteilbelemniten" des Posidonienschiefers (Untertoarcium) von Holzmaden (Baden-Württemberg) sind Fälschungen. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1979**: 291–304, 14 Abb.; Stuttgart.

RIEGRAF, W., WERNER, G. & LÖRCHER, F. (1984): Der Posidonienschiefer. Biostratigraphie, Fauna und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums (Lias ε). 195 S., 50 Abb., 12 Taf.; Stuttgart (Enke).

SLIJPER, E. J. (1946): Die physiologische Anatomie der Verdauungsorgane bei den Vertebraten. – Tabulae Biologicae, **21**: 1–81, 108 Abb., 43 Tab.; Amsterdam.

URLICHS, M., WILD, R. & ZIEGLER, B. (1979): Fossilien aus Holzmaden. – Stuttgarter Beitr. Naturk., C, **11**: 34 S., 50 Abb.; Stuttgart.

WETTSTEIN, O. v. (1954): Crocodilia. – *In*: J.-G. HELMCKE & H. v. LENGERKEN (Hrsg.): Handbuch der Zoologie, 7/1, 4: 321–424, Abb. 277–368; Berlin.

WIESENAUER, E. (1976): Vollständige Belemnitentiere aus dem Holzmadener Posidonienschiefer. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1976**: 603–608, 4 Abb.; Stuttgart.

WILD, R. (1976): Eine Ichthyosaurier-Fälschung. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1976**: 382–384, 1 Abb.; Stuttgart.

WILLISTON, S. W. (1914): Water reptiles of the past and present. 251 S., 131 Abb.; Chicago (The University of Chicago Press).

WOODFORD, A. O. (1965): Historical geology. 512 S., 407 Abb., 35 Tab.; San Francisco & London (Freeman).

ZIEGLER, B. (1975): Bericht des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart 1974. – Jh. Ges. Naturk. Württemberg, **130**: 394–420, 4 Abb.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Ronald Böttcher, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

3 9088 01455 5627

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch